

ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO DE LOS LAGARTOS EN VENEZUELA

PANBIOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF LIZARDS IN VENEZUELA

Jenniffer Velásquez, Luis Alejandro González S., Ana Bonilla-Rivero y Héctor López-Rojas

RESUMEN

Se realizó un análisis panbiogeográfico de la biota de los lagartos en Venezuela, con el fin de determinar sus relaciones biogeográficas, basado en la información de distribución disponible en el país. En esta investigación se empleó la aproximación panbiogeográfica mediante el análisis de trazos y un análisis de parsimonia de endemismo (PAE), en función a la distribución de 59 especies. El área de estudio fue dividida en regiones biogeográficas: islas, cordilleras andina y de la Costa (central y oriental), provincias Maracaibo y Guayana, llanos occidentales, centrales y orientales y planicie deltaica. Se obtuvieron siete trazos generalizados y siete nodos. Se obtuvo un cladograma que sugiere la existencia de dos áreas de endemismo; el clado A integrado por las regiones de la cordillera de la costa central y la provincia de Maracaibo; el clado B conformado por la cordillera de la costa oriental, planicie deltaica, llanos orientales y provincia de Guayana. Los resultados sugieren que la distribución de lagartos en Venezuela ocurrió a partir de procesos de dispersión, a través de tres vías, la cual denominamos la *Distribución de Croizat* en honor al trabajo de León Croizat: la primera desde la provincia de Guayana, la segunda se ubica en áreas de la costa caribeña (cordillera de la costa oriental y central), hasta una altitud máxima de 2700 m.s.n.m. y la tercera por el occidente, antes de la elevación de la cordillera andina venezolana. Los distintos eventos geomorfológicos ocurridos en el país han provocado eventos vicariantes que han aislado las diferentes poblaciones de saurios presentes en el territorio venezolano.

SUMMARY

Using information on the distribution of Venezuelan lizards a panbiogeographical analysis was carried out to determine their biogeographical relationships. Track analysis deltaica and Parsimony Analysis of Endemism (PAE) were performed on the distribution of 59 lizard species. The study area was divided into biogeographic regions: Islands, Andean and Coastal ranges (central and eastern), Maracaibo and Guayana provinces, western, eastern, and central plains, and the Orinoco delta plain. Seven generalized tracks and seven nodes were obtained. A cladogram suggesting the existence of two areas of endemism was obtained: clade A comprising the regions of the Coastal range central and the Maracaibo province, and clade B consisting of the Coastal range eastern, Orinoco delta plain, eastern plains and the Guayana province. Our study suggest that the distribution of lizards in Venezuela was the outcome of dispersion processes through three routes, which we will call the Croizat Distribution to honor León Croizat's work: the first dispersion route from the Guyana province, the second in areas of the Caribbean coast to a maximum altitude of 2700 m. and the third in the west before the uplifting of the Venezuelan Andes. Various geomorphological events have produced vicariance events that isolated different lizards populations present in Venezuela.

Palabras clave: Análisis de trazos, PAE, bioregiones, conservación.

Key words: Trace analysis, PAE, bioregions, conservation.

Postgrado en Zoología y Laboratorio y Morfología Evolutiva de Peces, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
j_v_mendoza@yahoo.es

INTRODUCCIÓN

Los métodos de la biogeografía histórica permiten analizar e interpretar los patrones de distribución de los seres vivos. Dentro de este método esta la panbiogeografía, propuesta originalmente por León Croizat en 1958, quien intenta reintroducir y enfatizar la importancia de las dimensiones geográficas y espaciales de la diversidad de los seres vivos, para el entendimiento de los procesos y patrones evolutivos (Ochoa *et al.*, 2003). Croizat plantea que las barreras geográficas evolucionan juntos con las biotas, lo que se resume en la idea que “tierra y vida evolucionaron juntas” (Morrone, 2000).

Croizat (1958, 1964) con la panbiogeografía presentó una alternativa a las ideas dispersalistas, distinguiendo dos fases en la evolución de la distribución espacial de los seres vivos: 1. los organismos son móviles y se expanden activamente para ocupar el mayor espacio geográfico posible y 2. su distribución se estabiliza, por lo que si surgen barreras a la dispersión, la distribución se fragmenta, fenómeno conocido como especiación alopatrica del tipo vicarianza, afectando a varios organismos a la vez, originando patrones de distribución repetitivos y no únicos (Morrone, 2000). Mientras que la biogeografía cladística, asume una relación entre el parentesco de taxa y las áreas que ellos ocupan, las comparaciones filogenéticas entre varios taxa no relacionados sistemáticamente que ocupan una región en estudio pueden elucidar un patrón general de relaciones históricas de áreas (Roig, 1994).

Un análisis biogeográfico cladístico permite comparar cladogramas taxonómicos de áreas, donde se reemplazan los taxa terminales por las áreas que ellos habitan (Morrone, 2007). Para obtener un cladograma general de áreas, se puede emplear el análisis de parsimonia de endemismo (PAE), que permite agrupar áreas basándose en una analogía con la sistemática filogenética, de acuerdo con sus taxones compartidos, empleando un algoritmo de parsimonia. La

cual consiste en la construcción de matrices de área por especies, y de cladogramas de área, en las cuales las dicotomías terminales representan dos áreas donde han ocurrido los intercambios bióticos más recientes (Morrone y Crisci, 1995; Martínez-Aquino *et al.*, 2007).

Según Morrone y Crisci (1995) los métodos panbiogeográficos y biogeográficos cladísticos se pueden aplicar en etapas sucesivas en un mismo análisis, ya que ambos se complementan. La panbiogeografía permite identificar conjuntos de taxa de acuerdo con su distribución, delineándose trazos individuales, a partir de las localidades de distribución de dos o más taxa diferentes que al superponerse permiten detectar trazos generalizados. Luego, la biogeografía cladística permite determinar la relación entre las áreas que integran los trazos generalizados identificados en la primera etapa. Los distintos eventos geológicos y climáticos han determinado la estructura y distribución de las comunidades en el continente suramericano, atribuyéndoseles un papel causal en lo que se refiere a extinción, diferenciación y cambios en la distribución geográfica de la biota (Mihoc *et al.*, 2006).

Venezuela, alberga un extraordinario mosaico de paisajes y ecosistemas que van desde playas, montañas, extensas sabanas, bosques amazónicos y tepuyes de la Guayana; este conjunto de ambientes, condiciona la existencia de una gran variedad de lagartos y especies endémicas (La Marca & Soriano, 2004). Los antecedentes disponibles de la historia biogeográfica de la biota de lagartos en Venezuela son escasos, contándose sólo con algunas aproximaciones que mencionan el tema de manera superficial o anecdótica. En el presente trabajo se utiliza el método panbiogeográfico y PAE como herramienta para responder las siguientes interrogantes: ¿Qué regiones o provincias de Venezuela se pueden considerar áreas endémicas de acuerdo con la distribución de las especies de lagartos presentes en el país? ¿Los patrones de distribución de estas especies apoyan alguna hipótesis biogeográfica en particular?

MATERIALES Y MÉTODOS

Fuente de los datos. Con el fin de construir una base de datos, se revisó la distribución geográfica de los lagartos en Venezuela obtenidos de distintas fuentes como son: Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (M.B. U.C.V.), Museo Estación Biológica de Rancho Grande (M.E.B.R.G.), revisión bibliográfica de Avila-Pires (1995), Bisbal (2001), Markezich (2002), La Marca (1997), La Marca & Soriano (2004), Bisbal (2008) entre otros y el Sistema de Información de Colecciones Zoológicas de Venezuela (www.simcoz.org.ve). También, se realizó un mapa de las regiones bio- geográficas de acuerdo a las propuestas por Morrone (2001) y modificadas para el presente estudio (Figura 1).

Análisis biogeográfico. El método panbiogeográfico consiste básicamente en marcar los puntos de distribución de cada taxón en un mapa y conectar estos puntos con una línea que representa la distancia mínima entre ellos, lo cual da lugar a un trazo individual. Una vez obtenido los trazos es posible orientarlos, empleando los criterios de línea base, centro de masa e información filogenética, en el presente estudio sólo se trabajó con trazos no orientados. Cuando varios trazos individuales coinciden se considera la existencia de un trazo generalizado. Este proporciona una hipótesis de homología primaria, que permite sostener la existencia de una biota ancestral ampliamente distribuida y fragmentada por algún evento geomorfológico con un efecto vicariante. Los trazos generalizados planteados en este trabajo consideran, además de la coincidencia total, la coincidencia parcial de los trazos individuales para establecer un trazo generalizado. Cuando dos o más trazos generalizados se interceptan se define un nodo y estos implican un origen biótico múltiple y en ocasiones se interpretan como zonas de convergencia tectónica, donde fragmentos de dos o más regiones bióticas y geológicas entran en contacto y se combinan. Respecto a la determinación de los nodos, es importante señalar que no todas las especies pertenecientes a un trazo generalizado están presentes en los nodos,

ya que algunos trazos individuales no forman parte de toda la longitud del trazo generalizado. Los nodos se representaron por medio del símbolo ⊗ (Croizat, 1958; Morrone, 2004).

El PAE es un método para realizar análisis panbiogeográficos, donde los clados obtenidos son considerados como trazos generalizados (Morrone y Márquez, 2001). Para el análisis de parsimonia (PAE) se realizó una matriz de datos de áreas por especies, donde los taxa se codificaron con cero (0) cuando estaban ausentes y uno (1) cuando estaban presentes en cada región biogeográfica. El PAE se ejecutó con una búsqueda heurística mediante el programa Past 2.07. Con la finalidad de enraizar el cladograma se incluyó un área hipotética codificada con cero. Los cladogramas resultantes de un PAE representan una jerarquía de las áreas analizadas, donde los clados de áreas pueden ser interpretados como trazos generalizados (Morrone, 2004; Mihoc *et al.*, 2006).

RESULTADOS

Trazos individuales. Se obtuvieron 789 registros pertenecientes a 126 especies de lagartos de los cuales, 59 se utilizaron para construir los trazos individuales. Las especies restantes no fueron consideradas para el análisis panbiogeográfico, ya que no se disponía de al menos tres localidades geográficas en su distribución, número mínimo de localidades necesario para establecer un trazo individual informativo.

Trazos generalizados. Se obtuvieron al sobreponer los 59 trazos individuales, trazándose donde coincidían dos o más trazos individuales; esto permitió dibujar siete trazos generalizados parciales (Figura 2 A-G) y los generalizados (Figura 3), las especies involucradas se detallan en la Tabla 1.

Trazo generalizado I: Integrado por la región insular, se extiende desde el archipiélago las Aves atravesando, el archipiélago Los Roques y

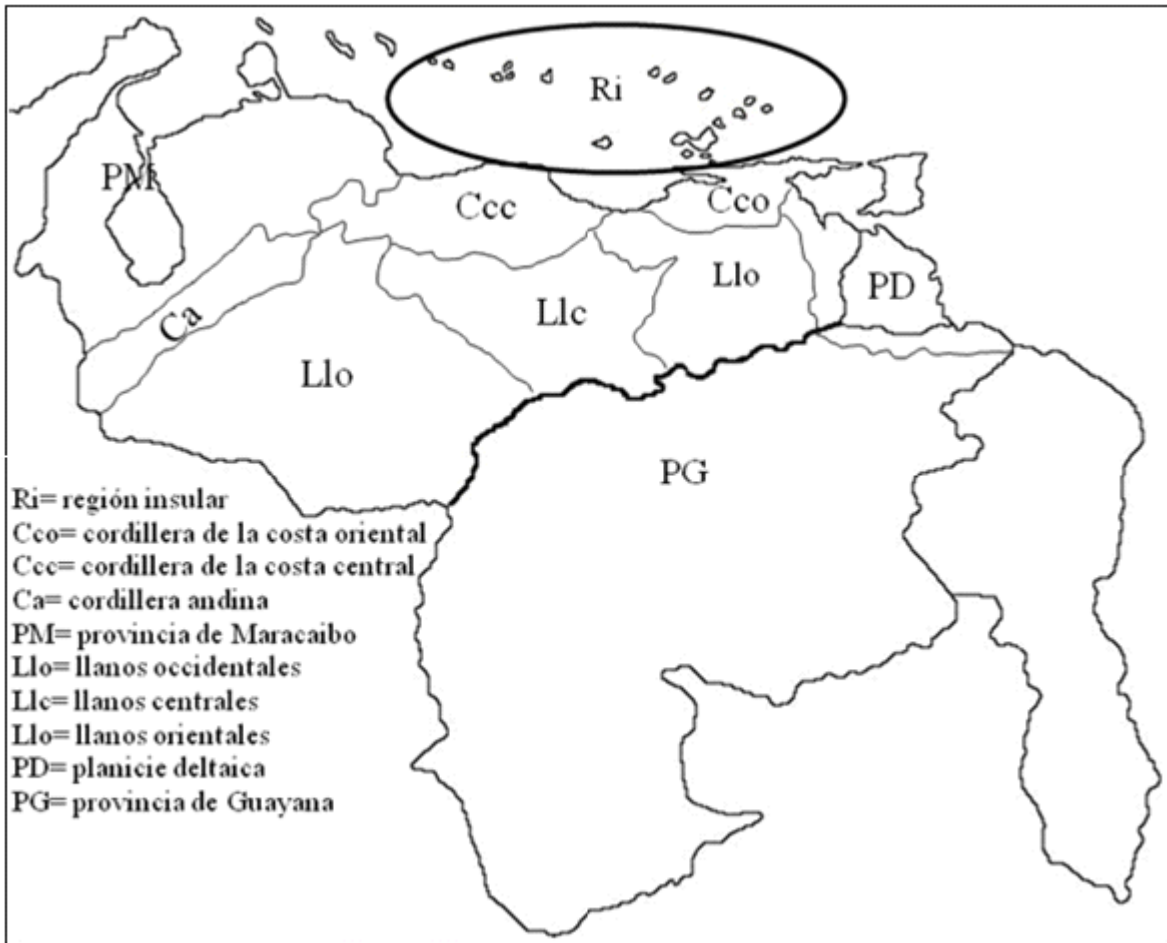


Figura 1. Ubicación geográfica de las provincias biogeográficas utilizadas en el presente estudio (modificado de Morrone, 2001).

la isla La Orchila, continuando hasta la isla La Blanquilla y el archipiélago Los Hermanos. En este punto se observa una bifurcación, un ramal se dirige hacia la isla La Tortuga, otro hacia el archipiélago Los Testigos y otro hacia la isla de Margarita y continuando hacia la isla de Coche. En este punto este trazo generalizado se conecta con la península de Araya en el estado Sucre (Figura 2A).

Trazo generalizado II: Integrado por la cordillera de la Costa, (la cual se encuentra conformada por la cordillera de la costa oriental y central) y la provincia de Maracaibo. El trazo se

inicia en la península de Paria, dividiéndose en dos ramas; una hacia Irapa y otra hasta la península de Araya, atravesando el istmo de Sucre. El trazo de Irapa se bifurca hacia la zona de Turuepano, ambas ramificaciones llegan a las inmediaciones del río Guarapiche. En la localidad de Campoma en el municipio Rivero se ubica un trazo que se dirige hacia la costa oeste del estado Sucre extendiéndose hasta la depresión de Unare, con dos ramales: El primero atravesando la serranía del interior llegando hasta Caripe en el estado Monagas. Mientras que, el otro trazo llega hasta la serranía de Turimiquire en el estado Sucre. Por otra parte, el trazo de la depresión

Tabla 1. Composición de los elementos encontrados en el análisis de trazos

Trazo General.	Provincia Biogeográfica	Taxa que lo definen
I	Región insular	<i>Ameiva bifrontata</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Cnemidophorus nigricolor</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Tretioscincus bifasciatus</i> , <i>Gymnophthalmus speciosus</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Phyllodactylus ruttleri</i> , <i>Gonatodes vittatus</i> , <i>Gonatodes taniae</i> , <i>Gonatodes antillensis</i> , <i>Sphaerodactylus molei</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> y <i>Tropidurus hispidus</i> .
II	Cordillera de la Costa (Central y Oriental)	<i>Ameiva ameiva</i> , <i>Phyllodactylus ventralis</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Riana achlyens</i> , <i>Anolis fuscauratus</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Gonatodes vittatus</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> , <i>Anadia marmorata</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Tecadactylus rapicaudus</i> , <i>Mabuya falconensis</i> , <i>Anolis squamulatus</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Neusticurus racenisis</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Gonatodes albogularis</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Anadia bitaeniata</i> , <i>Proctoporus cephalolineatus</i> , <i>Euspondylus acutirostris</i> , <i>Kentropyx striata</i> , <i>Basiliscus basiliscus</i> , <i>Anolis tigrinus</i> y <i>Hemidactylus palaichthus</i> .
III	Cordillera de los Andes	<i>Bachia heteropa</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Anadia bitaeniata</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Anolis fuscauratus</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> , <i>Gonatodes albogularis</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> y <i>Tropidurus hispidus</i>
IV	Maracaibo	<i>Anadia bitaeniata</i> , <i>Anadia chrysolepis</i> , <i>Anadia marmorata</i> , <i>Anolis auratus</i> , <i>Anolis fuscauratus</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Anolis squamulatus</i> , <i>Anolis tropidogaster</i> , <i>Anolis tigrinus</i> , <i>Ameiva bifrontata</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Basiliscus basiliscus</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Gonatodes albogularis</i> , <i>Gymnophthalmus speciosus</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Tretioscincus bifasciatus</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabouia falconensis</i> , <i>Mabouia nigropunctata</i> , <i>Phyllodactylus ventralis</i> , <i>Pseudogonatodes lunatus</i> , <i>Kentropyx striata</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Riama achlyens</i> y <i>Sphaerodactylus molei</i> .
V	Guayana	<i>Anolis fuscauratus</i> , <i>Cercosaura ocellata</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Bachia guianensis</i> , <i>Riama achlyens</i> , <i>Uracentron azurem</i> , <i>Uranoscodon superciliosus</i> , <i>Kentropyx calcarata</i> , <i>Kentropyx altamazonica</i> , <i>Kentropyx striata</i> , <i>Plica umbra</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Euspondylus acutirostris</i> , <i>Neusticurus racenisi</i> , <i>Neusticurus rudis</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Tropidurus bogerti</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Sphaerodactylus molei</i> , <i>Mabouia nigropunctata</i> , <i>Anolis annectens</i> , <i>Anolis auratus</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Leposoma percarinatum</i> , <i>Pseudogonatodes guianensis</i> , <i>Anadia bitaeniata</i> y <i>Tupinambis teguixin</i> .
VI	Planicie deltaica	<i>Kentropyx striata</i> , <i>Kentropyx calcarata</i> , <i>Anolis auratus</i> , <i>Anolis nitens</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Uranoscodon superciliosus</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> , <i>Mabouia nigropunctata</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Sphaerodactylus molei</i> y <i>Bachia heteropa</i> .
VII	Llanos orientales	<i>Kentropyx calcarata</i> , <i>Kentropyx striata</i> , <i>Anolis auratus</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Ameiva bifrontata</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Plica umbra</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> , <i>Uranoscodon superciliosus</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Sphaerodactylus molei</i> y <i>Cnemidophorus lemniscatus</i>

de Unare continua a través de las lagunas de: Piritu, Unare y Tacarigua; pasando por las elevaciones más altas de la cordillera de la costa, ubicadas en el pico Naiguatá y la Silla de Caracas. En este punto el trazo sufre una división: La primera hasta las cabeceras del río Tuy y la segunda culmina en las inmediaciones del río Morón, en este punto se observa cuatro particiones: 1) pasa cercano al pueblo de Boca de Yaracuy continuando hacia la serranía de San Luis, Coro, istmo de Paraguaná hasta llegar a la península de Paraguaná en el estado Falcón. 2) desde el Parque Nacional Yurubí, en la serranía de Aroa, siguiendo hacia la sierra de Baragua finalizando en el cerro la Muralla en el estado Falcón; 3) desde la depresión de Yaracuy hasta las inmediaciones de Barquisimeto (Cabudare) y 4) dirigida al macizo de Nirgua (río Nirgua) (Figura 2B).

Trazo generalizado III: Constituido por la cordillera Andina y se inicia en el límite de los estados Lara y Yaracuy y abarca la cordillera de Mérida que se inicia en la depresión del Táchira siguiendo hasta la depresión de Barquisimeto-Acarigua en los estados Lara y Cojedes, respectivamente (Figura 2C).

Trazo generalizado IV: Integrado por la provincia de Maracaibo, originándose en Santa Cruz de Mora en el estado Mérida, en este punto se presenta una bifurcación del trazo: uno se dirige hacia el sur del lago de Maracaibo y el otro hacia la cabecera del río Catatumbo, continuando por la serranía de Perijá hasta el embalse de Tulé y otro trazo que llega hasta las inmediaciones de la ciudad de Maracaibo (Figura 2D).

Trazo generalizado V: Conformado por la provincia de Guayana y se inicia en el estado Amazonas en la localidad de Puerto Ayacucho en el municipio Autana y se extiende hacia el sur en los límites del municipio Atabapo. Este trazo sufre una división en la población de San Fernando de Atabapo continuando hasta la penillanura del río Casiquiare y desviándose hacia el sur hasta las adyacencias del río Siapa. Entre San Fernando de Atabapo y la penillanura del Casiquiare

se puede ubicar un trazo que se dirige hacia la serranía de Maigualida hasta la cercanía del río Cuyuní en la frontera con Guyana y desde aquí el trazo sufre una desviación hacia el norte llegando hasta el río Orinoco, cerca de Ciudad Guayana en el estado Bolívar (Figura 2E).

Trazo generalizado VI: Se ubica en el sistema deltaico, desde el límite del estado Bolívar con el estado Delta Amacuro en el municipio Antonio Díaz, continuando por el municipio Casacoima hasta llegar a los límites del municipio Pedernales en el caño Manamo, cerca de la isla Güinamorena (Figura 2F).

Trazo generalizado VII: Se encuentra en los llanos orientales en el estado Monagas, desde Pueblo Nuevo en el municipio Uraoa hasta Maturín, desde aquí el trazo sufre una bifurcación, uno hacia el noroeste pasando por San Antonio en el municipio Acosta y conectándose con el cerro Turimiquire en el estado Sucre y el otro hacia el noreste por la localidad de Caripito en el municipio Bolívar llegando a las inmediaciones del río Guarapiche (Figura 2G).

Nodos. Se determinó la presencia de siete nodos (Figura 4 A-G y Figura 5) (Tabla 2).

Análisis de parsimonia de endemismo. El análisis de la matriz de datos (Tabla 3) permitió obtener un único cladograma, con 97 pasos de longitud y un índice de consistencia de 0,5361 (Figura 6). El análisis produjo un cladograma con pocas especies exclusivas (sinapomorfías) que sustenten las agrupaciones. Dentro del cladograma, se observan dos clados principales. Un clado A que incluye las áreas naturales de la provincia de Maracaibo y la cordillera de la costa central a partir de la distribución de las especies *Pseudogonatodes lunutus* (12) y *Ptychoglossus kugleri* (27). Mientras que el Clado B incluye las regiones de la cordillera de la costa oriental, llanos orientales, planicie deltaica y provincia de Guayana, estando sustentada por las especies *Kentropix calcarata* (44), *Plica umbra* (50) y *Uranoscodon superciliosus* (52).

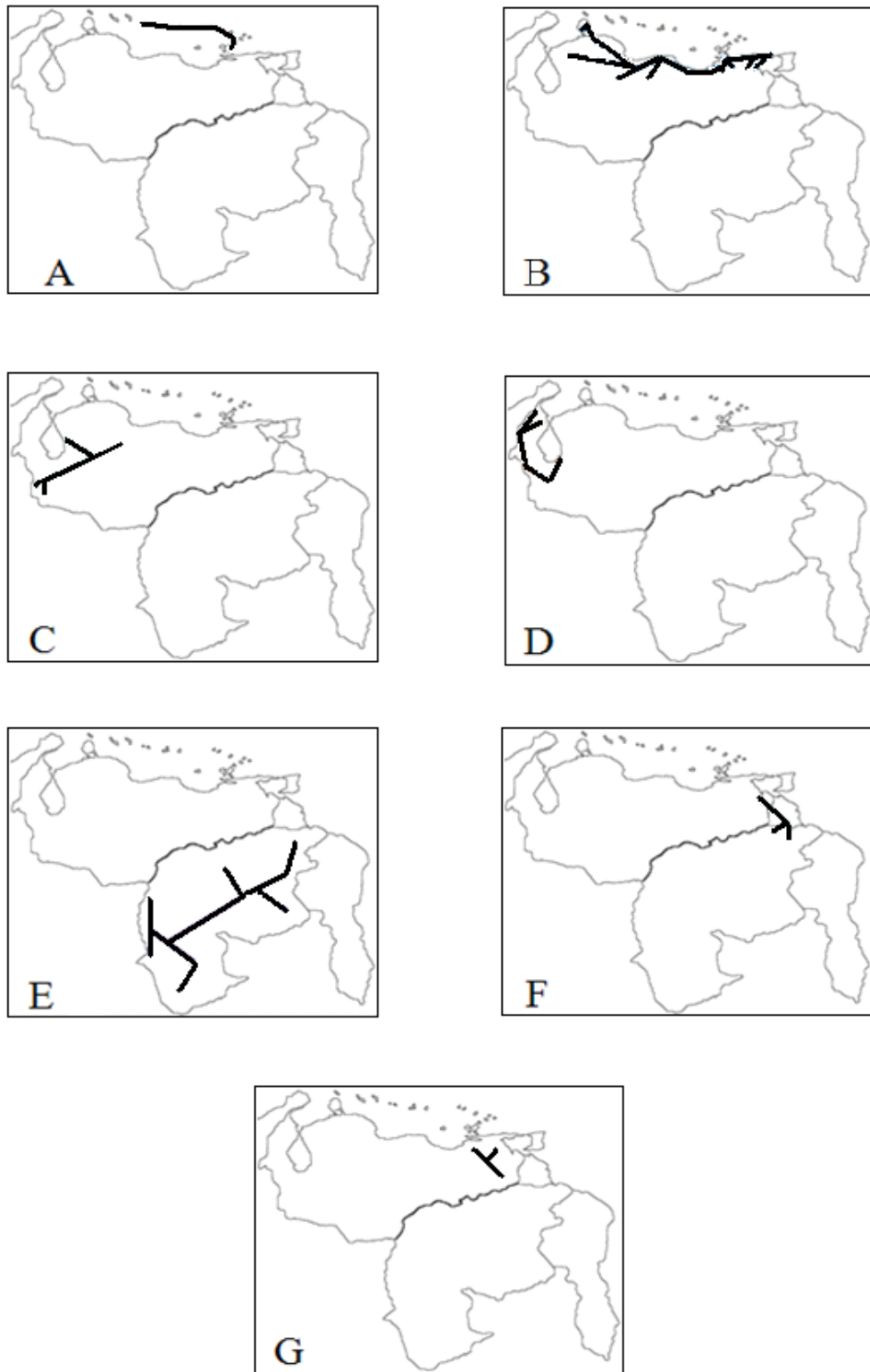


Figura 2. Trazos generalizados parciales: A) I, B) II, C) III, D) IV, E) V, F) VI y G) VII.

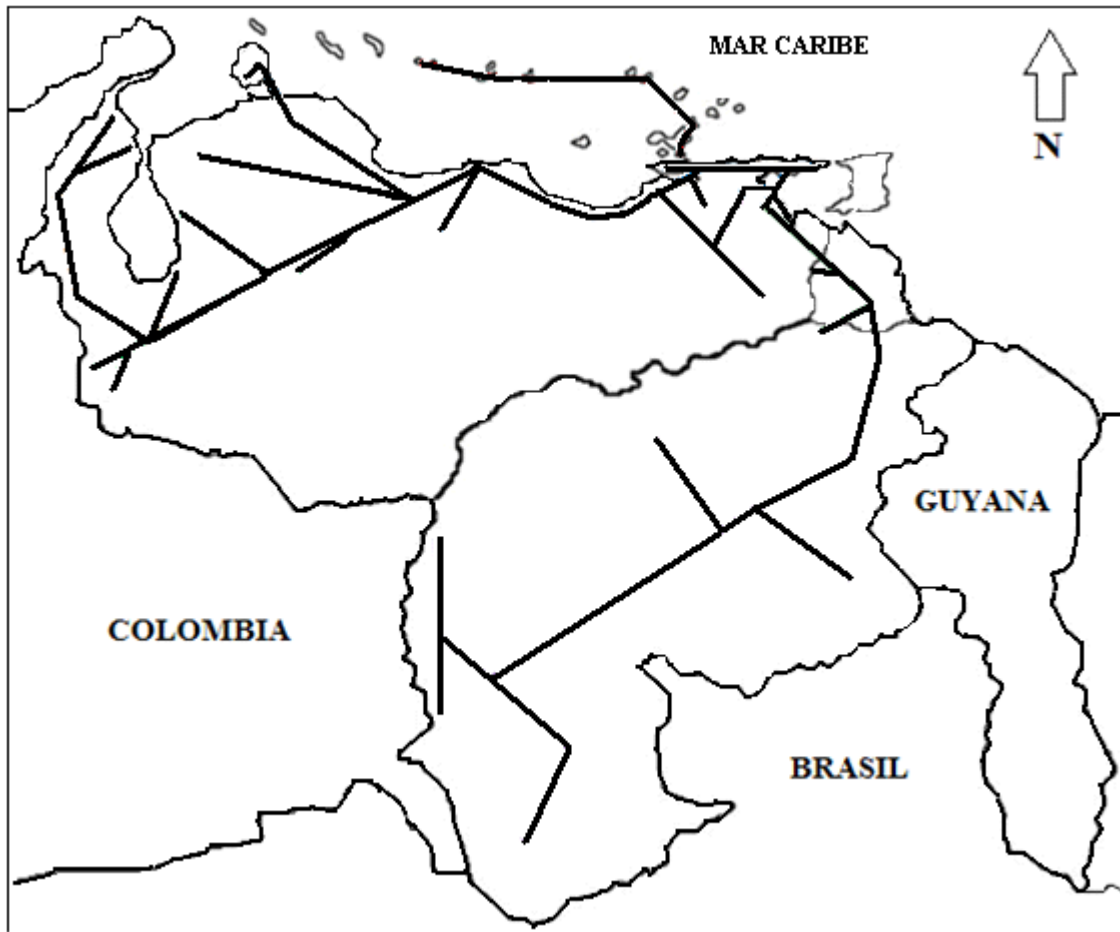


Figura 3. Diagrama de los trazos generalizados en Venezuela, sugeridos a partir del análisis de distribución de lagartos.

DISCUSIÓN

La hipótesis inicial que se postula a continuación puede ser considerada como una primera fase de análisis biogeográfico para estos reptiles en nuestro país, donde el proceso de dispersión fue seguido por la aparición de barreras geográficas en un tiempo geológico mayor, pudiendo ser la causa de la especiación por vicarianza (Torres y Luna, 2006), siendo este el eje principal de la biogeografía histórica, logrando explicar la distribución de los lagartos en el territorio venezolano.

Los trazos generalizados obtenidos en el presente estudio representan siete patrones espaciales de homología biogeográfica primaria, que

incluyen taxa lejanamente relacionados y con diferentes capacidades de dispersión, que comparten la misma distribución. Ello indica una causalidad debida a procesos históricos y ecológicos, e implica una evolución conjunta en espacio y tiempo (Morrone, 2004). Mientras que, los nodos al ser áreas de intersección de trazos generalizados, son centros donde están presentes componentes bióticos de distintas afinidades y, representan zonas de contacto de dos o más eventos geológicos ocurridos en Venezuela, como son: fallas tectónicas, levantamientos y hundimientos de porciones de tierra y formaciones de islas.

Los patrones coincidentes de los trazos individuales de la mayoría de las especies analizadas

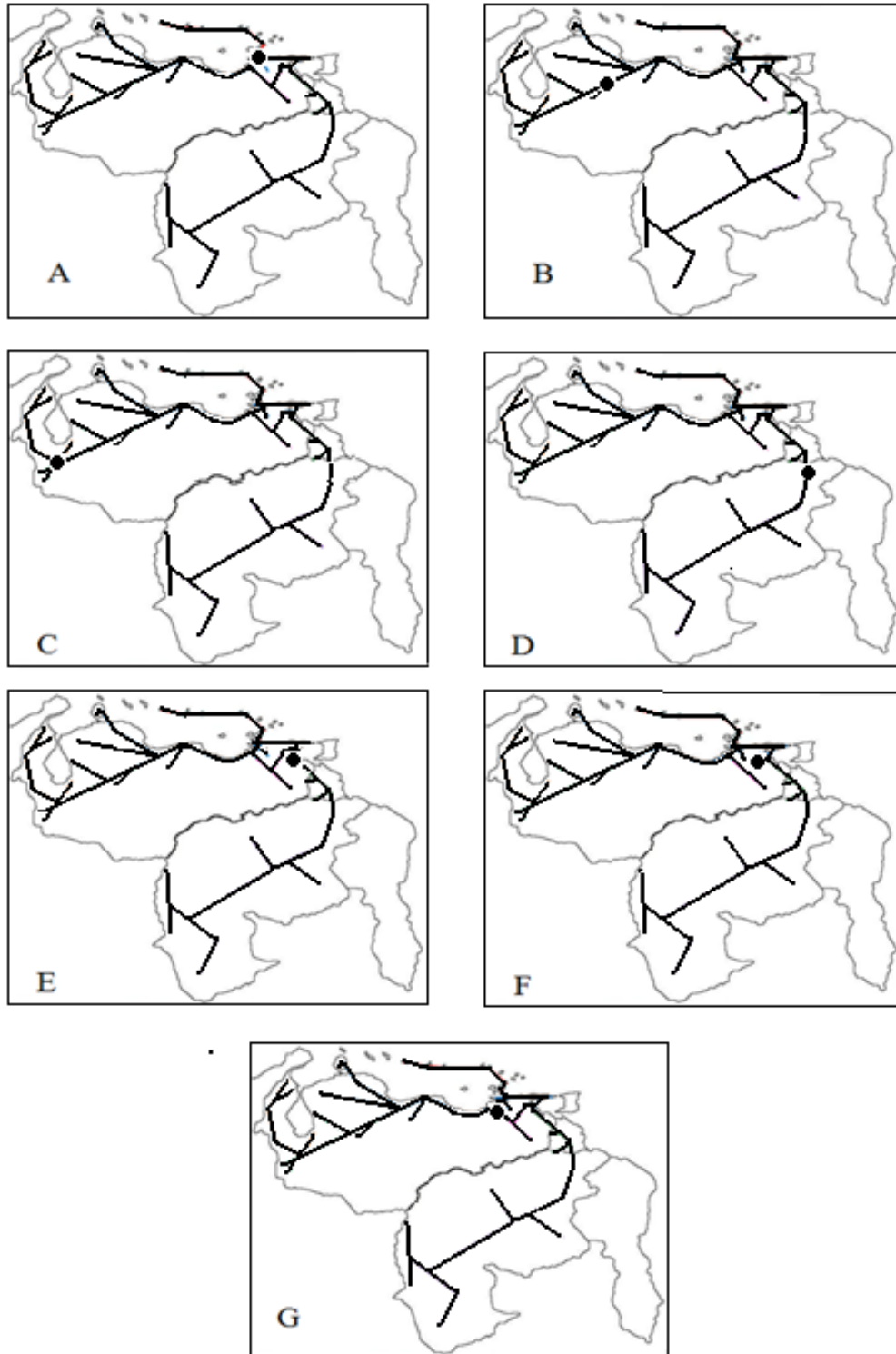


Figura 4. Nodos obtenidos: A) I, B) II, C) III, D) IV, E) V, F) VI y G) VII

Tabla 2. Composición de los elementos encontrados en el análisis de los nodos.

NODO	UBICACIÓN	PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS	TRAZO GENERALIZADO	TAXA INVOLUCRADOS
I	Este del estado Sucre	Región insular y Cordillera de la costa oriental	I y II	<i>Ameiva bifrontata</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Phyllodactylus ventralis</i> , <i>Gonatodes vittatus</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> y <i>Tropidurus hispidus</i> .
II	Oeste del estado Carabobo	Cordillera de la costa central y cordillera Andina	II y III	<i>Ameiva ameiva</i> , <i>Phyllodactylus ventralis</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Gonatodes vittatus</i> , <i>Tecadactylus rapicaudus</i> , <i>Gonatodes taniae</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Pseudogonatodes lunutus</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Anadia marmorata</i> , <i>Euspondylus acutirostris</i> y <i>Anolis auratus</i> .
III	Oeste del estado Mérida	Cordillera andina y provincia de Maracaibo	III y IV	<i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Neusticurus rudis</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> y <i>Anolis tropidogaster</i> .
IV	Sur del estado Delta Amacuro	Guayana y planicie deltaica	V y VI	<i>Iguana iguana</i> y <i>Polychrus marmoratus</i> .
V	Norte del estado Monagas	Planicie deltaica y cordillera central oriental	VI y II	<i>Ameiva ameiva</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> y <i>Uranoscodon superciliosus</i> .
VI	Río Guarapiche	Llanos orientales y cordillera de la costa oriental	VII y II	<i>Plica umbra</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Bachia heteropa</i> y <i>Ameiva ameiva</i> .
VII	Cerro Turimiquire	Llanos orientales y cordillera de la costa oriental	VII y II	<i>Anolis onca</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> y <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> .

permiten plantear que la distribución de los lagartos habría estado determinada por los siguientes eventos: El desarrollo de la cordillera de los Andes y la sierra de Perijá, la formación de las diferentes islas frente a la costa caribeña, el cambio del flujo direccional del río Orinoco hacia el este (dejando de drenar hacia el mar Caribe) provocando la acumulación de sedimentos y la posterior formación de un delta y el surgimiento de la serranía del Interior y la aparición de las penínsulas Araya y Paria. Todos estos eventos representan entidades biológicas-geomorfológicas integradas, que responden en su conjunto a procesos históricos, fisiográficos y ecológicos propios (Schubert, 1972; Machado-Allison, 2007; Mihoc *et al.*, 2006; González, 2011; González *et al.*, 2011a; González *et al.*, 2011b).

Posiblemente, la mayoría de las familias de lagartos analizadas en este trabajo siguen tres pa-

trones de distribución en Venezuela, la cual denominamos la *Distribución de Croizat* en honor al trabajo de León Croizat: el primero por la selva amazónica, ligada estrechamente al bosque húmedo tropical, coincidiendo con la provincia de Guayana (Figura 2E y 2F), el segundo se ubica principalmente en las áreas de la costa caribeña (cordillera de la costa oriental y central), hasta una altitud máxima de 2700 m.s.n.m. (Figura 2B) y el tercero en la cordillera andina con una altura máxima de hasta 5000 m.s.n.m. y la sierra de Perijá (Figura 2C y 2D); donde la fauna forma un mosaico de elementos tanto antiguos como recientes (Ochoa *et al.*, 2003). Mientras que, los siete nodos hallados representan zonas donde confluyen elementos taxonómicos con diferentes historias biogeográficas: uno ubicado en el sistema deltaico, tres en los llanos orientales, dos en la cordillera de la Costa (central y oriental) y uno en la cordillera de los Andes.

Tabla 3. Matriz de especies sometidas al análisis de parsimonia de endemismo.

Provincias	Especies																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PM	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
CC	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0
CO	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
CA	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
LIOcc	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
LIC	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LIO	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
PD	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
PG	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
RI	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Especies: 1: *Basiliscus basiliscus*, 2: *Thecadactylus rapicaudus*, 3: *Gonatodes taniae*, 4: *G. vittatus*, 5: *G. humeralis*, 6: *G. annularis*, 7: *G. albogularis*, 8: *Phyllodactylus ventralis*, 9: *Hemidactylus mabouia*, 10: *H. palaichthus*, 11: *Sphaerodactylus molei*, 12: *Pseudogonatodes lunutus*, 13: *P. guianensis*, 14: *Riama achlyens*, 15: *Gymnophthalmus speciosus*, 16: *Leposoma percarinatum*, 17: *Neusticurus racenisi*, 18: *N. rudis*, 19: *Anadia marmorata*, 20: *A. bitaeniata*, 21: *Bachia guianensis*, 22: *B. heteropa*, 23: *Euspondylus acutirostris*, 24: *Arthrosaura reticulata*, 25: *Cercosaura phepsorum*, 26: *C. ocellata*, **Regiones naturales:** PM: Provincia de Maracaibo, CC: Cordillera Central, CO: Cordillera Oriental, CA: Cordillera Andina, LIOcc: Llanos Occidentales, LIC: Llanos Centrales, LIO: Llanos Orientales, PD: Planicie Deltaica, PG: Provincia de Guayana, RI: Región Insular.

Provincias	Especies																									
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PM	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
CC	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
CO	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0
CA	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
LIOcc	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
LIC	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
LIO	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
PD	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1
PG	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
RI	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0

27: *Ptychoglossus kugleri*, 28: *Anolis nitens*, 29: *A. auratus*, 30: *A. chrysolepis*, 31: *A. fuscoauratus* 32: *A. onca*, 33: *A. tropidogaster*, 34: *A. squamulatus*, 35: *A. tigrinus*, 36: *Norops annectens*, 37: *Polychrus marmoratus*, 38: *Mabuya nigropunctata*, 39: *M. falconensis*, 40: *Ameiva bifrontata*, 41: *A. ameiva*, 42: *Tupinambis teguixin*, 43: *Kentropyx striata*, 44: *K. calcarata*, 45: *K. altamazonica*, 46: *Cnemidophorus lemniscatus*, 47: *Tropidurus hispidus*, 48: *T. bogerti*, 49: *Plica plica*, 50: *P. umbra*, 51: *Uracentron azureum*, 52: *Uranoscodon superciliosus*. **Regiones naturales:** PM: Provincia de Maracaibo, CC: Cordillera Central, CO: Cordillera Oriental, CA: Cordillera Andina, LIOcc: Llanos Occidentales, LIC: Llanos Centrales, LIO: Llanos Orientales, PD: Planicie Deltaica, PG: Provincia de Guayana, RI: Región Insular.

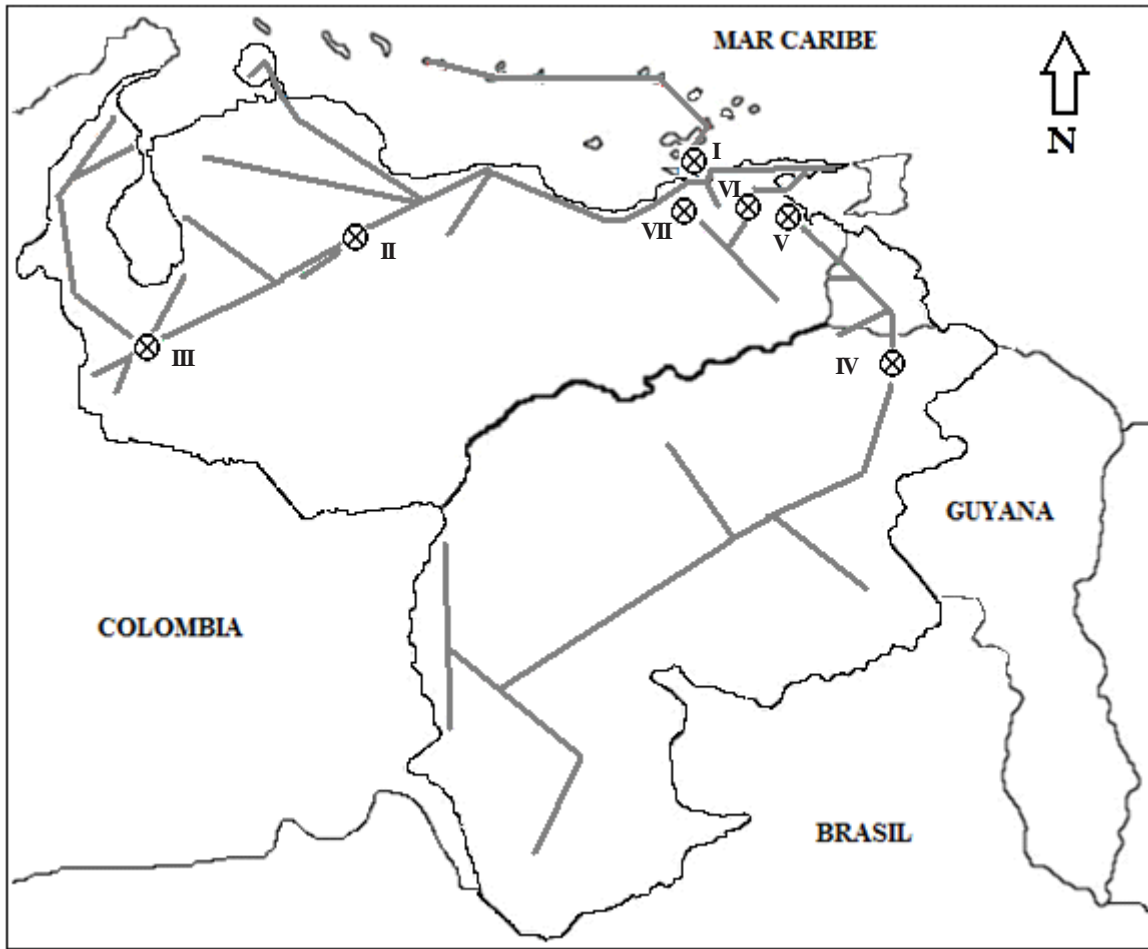


Figura 5. Diagrama de los siete nodos en Venezuela, sugeridos a partir del análisis de distribución de lagartos.

Es conocido que la mayor parte de la biota de lagartos de América del Sur tiene un origen en el supercontinente Gondwana (hace más de 230 millones de años) el cual se fragmenta debido a la deriva continental, hasta el punto en que la masa oceánica que se abría paso entre los continentes recién formados llegó a constituirse en una auténtica barrera para el desplazamiento de la biota terrestre, de esta forma se pierde cualquier punto de unión entre América del Sur y África, este evento tuvo lugar hace 92 millones de años, a mediados del período Cretácico, y un ejemplo es la familia Gekkonidae, cuyos descendientes están presentes en Venezuela (King y Horner, 1993).

Otros eventos que han ejercido influencia en la dirección del curso evolutivo de la biota sur-americana y con ella la venezolana son la orogenia y el clima:

Orogenia. Durante la era Mesozoica el relieve continental era esencialmente plano, pero el levantamiento andino que inició su desarrollo en el Cretácico (135-65 m.a.) elevó las cordilleras hasta los 1000 m. a medida que transcurría el Eoceno (55-38 m.a.). Este proceso ha continuado desde entonces con una velocidad mayor, dado que a finales del Mioceno (algo más de 6 millones de años) su altura llega a los 2000 m. y

durante el Plioceno-Pleistoceno (2-2.5 millones de años) alcanza su nivel actual. Estas características favorecen la especiación vicariante y altos niveles de endemismo, ya que produjo la división del continente en dos áreas: una occidental, con taxa usualmente asignados a trazos generalizados que conectan esta área con Australia y Nueva Zelanda y otra oriental, con taxa relacionados con los trópicos del Viejo Mundo (Morrone, 2001; Castellano y Chamarravi, 2000) lo cual confiere un gran interés taxonómico, evolutivo y biogeográfico a la región de los Andes.

En Venezuela, el levantamiento de la cordillera andina produjo una barrera que originó dos zonas: una hacia al noroeste (flanco andino lacustre) y otra al sureste (flanco andino llanero) provocando un aislamiento de la biota entre ambas vertientes. Por ejemplo, la distribución de dos subespecies de roedores del género *Hydrochaeris*, así como también la actual distribución del género *Pseudoeryx* (Colubridae) soportan una conexión pasada entre las tierras bajas de la

cuenca amazónica y las tierras bajas de la provincia de Maracaibo (Gámez, 2010).

Clima. A comienzos del Mioceno (26 millones de años) imperaban ambientes cálidos y húmedos, lo cual favoreció el desarrollo de extensos bosques tropicales. Sin embargo, un cambio drástico en el clima provocó que el planeta se fuera enfriando y tornándose a la vez más seco; en consecuencia se disminuyó drásticamente la proporción de bosques y se aumentaron las zonas áridas y de sabana, modificando seriamente la vegetación correspondiente a las diferentes regiones del planeta.

Este cambio influyó de forma tal, que algunos taxa de lagartos se adaptaran a las nuevas condiciones ambientales, y un ejemplo de esto lo representa los ancestros de *Tropidurus hispidus* los cuales se encuentran distribuidos al norte y sur del río Amazonas y en la costa Atlántica de Brasil y posiblemente la especie se extendió hacia Venezuela por el estado de Roraima en Bra-

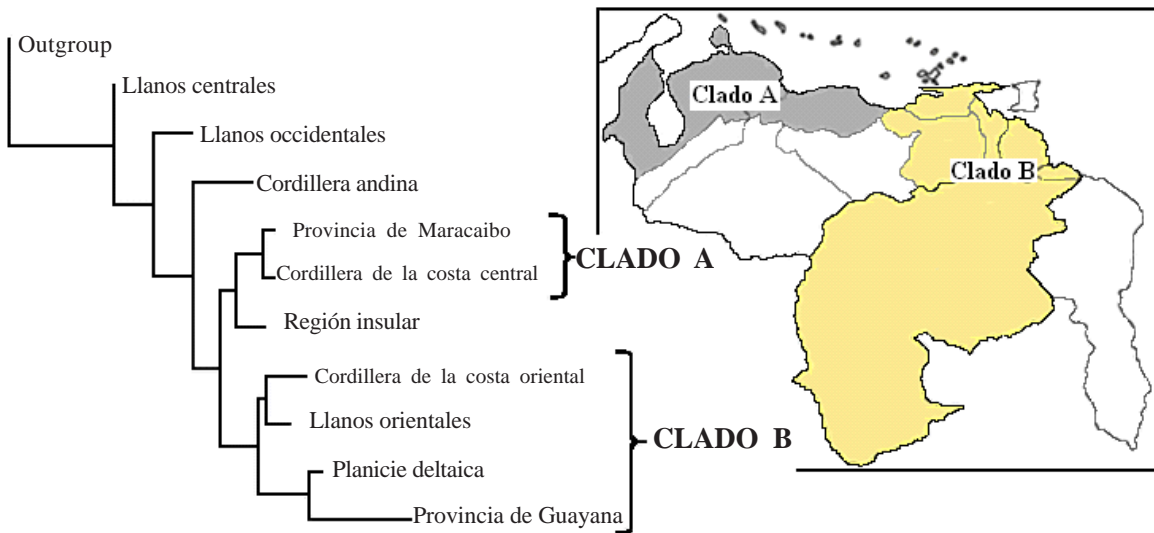


Figura 6. Cladograma obtenido con el PAE y mapa con la localización espacial de las áreas de endemismo obtenidas

sil y Guyana, dispersándose por sabanas costeras hacia el este durante períodos de bajo nivel del mar (Avila-Pires, 1995; Vitt *et al.*, 1997).

En efecto, el origen de algunas poblaciones de especies continentales está dentro del modelo “invasión-radiación”, en el cual un área continental es colonizada por uno o varios linajes ancestrales, que han sufrido “radiación adaptativa” dentro de zonas adaptativas vacías, conllevando a la sustitución de una biota adaptativamente inferior por otra superior (Cracraft, 1986). La biota continental presenta ciclos de vicarianza en aquellas especies ampliamente distribuidas, seguidas por endemismos locales, con una posterior dispersión de las poblaciones de especies descendientes (Roig, 1994). Esto conlleva a la aparición de formas nuevas con una amplia distribución, seguidas de nuevas vicarianzas (Lomolino *et al.*, 2006). Posiblemente, el elevado número de especies con un sólo registro geográfico se debe a que estas se encuentran pasando por dicho proceso de invasión-radiación o que posiblemente se encuentren aisladas geográficamente.

Teorías de distribución: Desde comienzos del siglo XX, diversas teorías han sido formuladas a partir de la distribución de los vertebrados, para explicar su origen en los diversos continentes, estas teorías han sido resumidas y discutidas por algunos autores, intentando contrastar las diferentes propuestas en busca de una versión más aproximada de la realidad biogeográfica, pudiendo aplicarse en el origen de la biota venezolana (Pérez-Hernández y Lew, 2001); entre estas teorías se pueden mencionar tres:

Teoría del Puente Montañoso: Explica las afinidades florísticas y faunísticas de los ambientes subtropicales, ubicados en pisos altitudinales elevados y aislados entre sí (asemejándose a islas), entre los que se encuentran las cimas de los tepuyes y laderas montañosas de los Andes venezolanos. Varios autores han explicado la afinidad entre la fauna de dos o más “islas de clima subtropical”, proponiendo la existencia en el pasado de una conexión montañosa que ofrecería un hábitat relativamente continuo para la dispersión

de los organismos. La posterior desaparición de esta unión explicaría la existencia de dos o más distribuciones de grupos taxonómicos relacionados, separados entre sí. En función a esta teoría se podría postular que el patrón de distribución actual de *Plica plica* es debido a la separación que se produjo en la cordillera de la Costa en su porción central con la oriental a consecuencia de procesos de origen tectónico, originando la formación de la depresión de Unare durante el cuaternario (MacSotay & Wesselingh, 2004), trayendo como consecuencia que la especie quedara aislada una de la otra y podría ser considerado como un ejemplo de especiación vicariante (González *et al.*, 2012).

Teoría de la Meseta: Se basa en el supuesto de la existencia original de una amplia meseta única, que como resultado de un largo proceso de erosión fue fragmentada, dando origen a “trozos” aislados de formaciones erosionales elevadas que existen actualmente. Tate (1938) postuló que el desarrollo de especies diferenciadas y endémicas, pudo haber ocurrido *in situ*, a través de sucesivas etapas de adaptación a los cambios ambientales, inducidos por el levantamiento paulatino del relieve. Esta teoría podría explicar la distribución actual de *Tropidurus bogerti* y *Plica panstictus* en los tepuyes del estado Amazonas, suponiendo que los ancestros de esta especie presentaban una amplia distribución en toda la extensión de una antigua meseta que fue erosionándose dando origen a los actuales tepuyes y con ellas quedando aisladas estos ancestros en su cima. Esta teoría representa un claro ejemplo de una propuesta vicariante para entender la distribución de la fauna altitepuyana, siendo una explicación satisfactoria de la distribución de los endemismos en los tepuyes.

Teoría Modificada del Clima Fresco: Haffer (1974) propone que muchas especies ampliaron sus áreas de distribución conforme a los cambios en la distribución de los ambientes “subtropicales”. Antes este nuevo escenario, algunas de ellas fueron capaces de dispersarse a través de ambientes subóptimos, hasta alcanzar nueva-

mente hábitats adecuados al otro lado de lo que anteriormente había representado una amplia y extensa barrera infranqueable. Esta teoría podría explicar la amplia distribución de algunos lagartos en Venezuela como: *Iguana iguana*, *Tropidurus hispidus*, *Ameiva ameiva*, *Tupinambis teguixin*, *Cnemidophorus lemniscatus* y *Anolis auratus*.

Las propuestas existentes carecen de las limitaciones que impone la información disponible, muchas veces insuficiente, incompleta y fragmentada. Así como, la falta de fundamentos taxonómicos empleados para la identificación de los organismos. Ninguna de las teorías expuestas parece ser suficiente por si sola para explicar el origen y distribución de la fauna de lagartos en el país. Más aún, si se toman en cuenta los diferentes procesos históricos y evolutivos, y las características ecológicas, fisiológicas, entre otras, de las diferentes familias de lagartos, resultando difícil de formular una alternativa única para intentar reconstruir este proceso. Es muy probable que el conjunto de varias hipótesis, formuladas por los especialistas del área, sea lo que permitirá ir formulando una respuesta más ajustada a la realidad actual.

De las teorías examinadas podemos señalar que para llegar a formular una explicación satisfactoria, se deben de recurrir a propuestas tanto vicariantes como dispersionistas ya que no son mutuamente excluyentes, como muchos investigadores sostienen. Por ejemplo, de la teoría propuesta por Brown (1957, 1958) deriva el modelo de especiación centrifuga la cual plantea un probable proceso de especiación a partir de una dilatada área de dispersión de la población ancestral. Fases de contracción seguidas de fases de expansión de la población, asociándose con una previsible acumulación de diferencias genéticas entre poblaciones aisladas en reductos periféricos y una extensa área central de radiación evolutiva. Dichas diferencias podrían alcanzar a veces un verdadero nivel de aislamiento reproductivo. Una nueva fase de expansión subsiguiente, podrá restablecer por ende los contactos

geográficos que se necesitan para confirmar o no el nivel específico de las diferencias adquiridas (Scolaro *et al.*, 2003).

Análisis de parsimonia de endemismo. El cladograma obtenido presenta dos clados que agrupa las regiones de acuerdo con las condiciones de diversidad ambiental. El clado A contiene dos regiones naturales que se ubican prácticamente adyacentes en una franja orientada de este a oeste a lo largo de la zona costa-montaña hasta la sierra de Perijá en el estado Zulia. En este clado se observa una alta diversidad ambiental debido al gradiente altitudinal, condicionando el esquema de precipitaciones, temperatura, así como también la variabilidad en la vegetación. Por ejemplo, el esquema de precipitaciones para la cordillera de la costa central está estrechamente vinculado con el efecto marítimo, la elevación del terreno sobre el nivel del mar y la presencia de cadenas montañosas que actúan como barreras, promoviendo que los sistemas nubosos descarguen la humedad a Barlovento. Esto permite el desarrollo de diversos tipos de vegetación, cuya estructura y composición es compleja, incluye principalmente bosques húmedos, bosques mesófilos de montañas y selvas medianas (Huber, 1986). Esta heterogeneidad posibilita la disponibilidad de hábitats y microhábitats que ocupa una fauna de lagartos muy diversa. Además, la serranía de Perijá alcanza altitudes de más de 3600 m.s.n.m. y constituye el ramal más septentrional de la cordillera Andina, donde los bosques montanos y paramos de la sierra de Perijá proporcionan ambientes idóneos para el desarrollo de ciertas especies de lagartos (Alemán, 1953).

En el caso, de la sierra de San Luis y cerro Santa Ana, estos dos relieves ubicados aisladamente en el estado Falcón y en la península de Paraguaná, respectivamente; constituyen una unidad de superficie reducida pero importante desde el punto de vista vegetacional y florístico. La sierra de San Luis, alcanza una altitud de aproximadamente 1300 m.s.n.m., mientras que el cerro Santa Ana apenas alcanza los 900 m.s.n.m. y debido a sus condiciones climáticas locales, am-

bas zonas presentan en sus cumbres pequeñas manchas de una vegetación y flora altimontana (Huber, 1986), actuando como refugio de una gran variedad de especies de lagartos.

El clado B, agrupa la cordillera de la costa oriental, llanos orientales, planicie deltaica y provincia de Guayana, siendo esta zona importante en la distribución y conexión entre los lagartos. La cordillera de la costa oriental se extiende en dirección oeste-este desde la depresión de Unare hasta la punta oriental de la península de Paria, alcanzando una altitud máxima de aproximadamente 2400 m.s.n.m. en el cerro Turimiquire. La vegetación está compuesta esencialmente por bosque submontano y subparamos en las cumbres más elevadas. Mientras que, los llanos orientales o llanos altos no inundables se caracterizan por ser altiplanicies, cuya vegetación natural está constituida por un mosaico de sabanas y bosques estacionalmente secos (Huber & Alarcón, 1988). Ese mosaico ha sido considerado de gran interés biogeográfico, no sólo debido a su historia fluctuante a través de muchos cambios climáticos del pasado sino también porque representa dos sistemas florísticos con alto grado de diferenciación taxonómica y morfológica (Prance, 2006).

La planicie deltaica está situada al este de los llanos orientales, limitando al norte por la cordillera de la Costa y al sur por la Guayana venezolana. En 600 km de costa, abarca las desembocaduras del río Orinoco y otros ríos corriendo en dirección oriental. Se encuentra dominado por bosques siempreverdes inundados o de pantanos. En el delta del Orinoco se pueden distinguir varios paisajes locales tomando en consideración el grado y tipo de inundación: Delta superior (estacionalmente inundado), delta medio (inundación temporalmente prolongada) y delta inferior (inundaciones permanentes) caracterizado por presentar extensos manglares (Huber, 1986; Lasso *et al.*, 2004; Molina *et al.*, 2004; Lasso y Señaris, 2008).

La provincia de Guayana cubre cerca de la mitad del territorio nacional, con cerca de 35,6 millones de hectáreas de bosques húmedos y esta

subdividida en: a) *provincia Guayana baja*, formada por especies de los bosques siempre verdes de las zonas bajas, excepto algunas de Amazonas central y de la cuenca del río Cuyuní; b) *provincia Guayana del Pantepuy*, restringida a los bosques húmedos altimontanos y bosquecillos tepuyanos de zonas montañosas altas y a las cumbres de los tepuyes; c) *provincia Guayana Amazónica*, restringida a los bosques siempreverdes de las penillanuras del Orinoco, Casiquiare, Ventuari y; d) *provincia Guayana oriental*, restringida a los bosques siempreverdes de la cuenca del río Cuyuní y delta del río Orinoco (Linares, 1998).

Los lagartos presentes en este clado B muestran una distribución heterogénea y esto se debe a factores climatológicos imperantes en las diferentes zonas descritas anteriormente, a la diversidad y densidad de la vegetación, condiciones de humedad, riqueza hídrica y al escarpado relieve; todo esto conforma una mayor variedad de refugios para los lagartos. Ocurriendo lo mismo en las zonas de vegetación xerofíticas, donde la ausencia de una vegetación más densa y humedad, constituye un factor importante en la alta cantidad de lagartos presentes en estas áreas (González *et al.*, 2004).

Según los resultados obtenidos con el análisis de parsimonia de endemismo y a pesar de las distancias relativamente equidistantes, la sierra de San Luis parece haber tenido una relación biogeográfica más estrecha con la cordillera de la Costa que con los Andes (Steyermark, 1979). Las afinidades biogeográficas del conjunto sierra de San Luis y cordillera de la Costa pueden clasificarse en un patrón disyunto con poblaciones de la región guyano-amazónica. Ejemplo de ello son, la lagartija *Plica plica* y *Gonatodes humeralis* que tiene una distribución predominantemente amazónica, extendiendo su área de distribución hasta la porción central de la cordillera de la Costa (Rivero-Blanco, 1979).

Bisbal (1998) comenta que algunas especies de la fauna de vertebrados amazónica-guayanesa está presente en la península de Paria, así como

también de la cordillera de la Costa y los llanos, lo cual indica una antigua conexión en tiempo geológico entre estas regiones y la península de Paria. La relación entre dicha península y la región guayano-amazónica puede ser explicada por la hipótesis propuesta por Rood (1981) de una salida al mar del río Orinoco a nivel del estado Falcón, pasando por la depresión de Chivacoa entre Lara y Yaracuy, esta hipótesis está apoyada por los hallazgos paleontológicos en la población de Urumaco, estado Falcón (Lundberg *et al.*, 1998). De acuerdo a esto, el río Orinoco ha cambiado su curso en dirección hacia el este; de tal forma que entre el Mioceno y el presente pudo salir al mar a nivel de las tierras bajas de la cuenca de Paria. Este evento posiblemente permite una dispersión de los vertebrados guayano-amazónico hacia la región de la península de Paria, donde probablemente ya existían especies provenientes de la cordillera de la Costa.

Estas distribuciones y afinidades indican una conexión remota entre las biotas de la cordillera de la Costa con la del sur de Venezuela. Ésta se estableció presumiblemente (Steyermark, 1979) durante una de las fases húmedas del Pleistoceno, a través de “lenguas” y remanentes de selvas de galería, persistentes en sectores no inundados de los Llanos y/o el drenaje de los ríos Orinoco y Negro. Según este autor, durante los estadios interglaciares más cálidos, la biota de tierras bajas emigraría hacia las tierras altas, encontrando ambientes más fríos y húmedos en las cumbres con selvas nubladas de la cordillera de la Costa. No descartando la posibilidad que la conexión entre la cordillera de la Costa con el sur de Venezuela se haya dado de acuerdo a la *Distribución de Croizat*, a través de las zonas boscosas del delta del Orinoco. En el presente estudio, se puede apreciar esta conexión entre la provincia de Guayana y las cordilleras de la costa oriental y central, a través de la planicie deltaica del Orinoco, demostrada entre los nodos IV y V (Figura 5). Este vínculo también fue encontrado por Bonilla (2011) en un estudio de biogeografía de los peces del orden Characiformes de Venezuela, entre los nodos 1 y 2 en ese estudio.

De acuerdo a los resultados obtenidos en el presente trabajo se puede inferir que la formación de la planicie deltaica y los llanos orientales juegan un papel primordial en el proceso de dispersión de los lagartos, ya que estas zonas actuarían como un corredor faunístico entre la región guayano-amazónica, la península de Paria y la cordillera de la costa oriental. En efecto, posiblemente *Tropidurus hispidus* el cual presentó una dispersión al norte del Amazonas a través de las sabanas costeras, las cuales se formaron cuando los niveles del mar bajaron producto de la glaciación, pudiendo llegar a la provincia de Guayana y a la cordillera de la costa oriental a través de la planicie deltaica (González, 2011).

A lo largo del Cuaternario, la zoogeografía de la herpetofauna Sudamericana se vio influenciada por los distintos cambios climáticos ocurridos durante las alternaciones repetitivas de los glaciares e interglaciares que bajaron y elevaron las zonas climáticas hasta por 2000 m, razón por la cual las áreas de distribución de las diferentes formaciones vegetacionales variaban considerablemente (Haffer, 1979; Simpson, 1979). Durante este tiempo existían corredores faunísticos entre regiones hoy largamente separadas, como muestran los resultados florísticos de Steyermark (1974) y Meier (2005). Además de elementos autóctonos y andinos, ambos autores encontraron varios elementos amazónico-guayaneses en los bosques nublados de la cordillera de la Costa, que en la actualidad se encuentran insolarizados efectivamente.

Así, por ciertos períodos las especies restringidas a ambientes húmedos encontraban corredores aptos para su difusión, que después eran fragmentados nuevamente para reducirse a refugios, fomentando procesos de especiación alopátrica. Análogamente, las fluctuaciones climáticas repercutían en especies de ambientes secos y de tierras altas. De estos repetitivos cambios de condiciones aptas para eventos de dispersión y vicarianza han resultado los patrones de distribución de la herpetofauna que observamos en la actualidad (Lotzkat, 2007).

Conservación de áreas endémicas. Dentro del cladograma de área generada por el PAE, los patrones de áreas anidadas en las ramas terminales del cladograma son importantes para la determinación de áreas prioritarias para la conservación, en ellas se concentra el mayor número de especies, las que a su vez, se encuentran presentes en el resto de las áreas que conforman el clado (Cavieres *et al.*, 2001).

Las diferentes regiones utilizadas en este estudio presentan una particular confluencia de factores que permiten esperar patrones de endemismo contrastantes entre los sectores interior y costero. Según los resultados obtenidos las áreas importantes para realizar acciones de conservación a pesar de haber encontrado poca cantidad de

endemismo, están ubicadas una al este de Venezuela (cordillera de la costa oriental, llanos orientales, planicie deltaica y provincia de Guayana) y otra entre la costa central y el oeste del país (cordillera de la costa central y provincia de Maracaibo). Según Posada (1996) sólo las áreas adyacentes pueden ser sugeridas prioritarias para la conservación. Finalmente, la utilización de aproximaciones de biogeografía histórica, como el análisis de parsimonia de endemismo (PAE), permiten determinar áreas que además de contener muchas especies, contiene una gran cantidad de endemismo (Morrone & Crisci, 1995). Proporcionando una nueva herramienta para la conservación de áreas geográficas prioritarias y sus especies, las cuales podrán ser utilizadas y disfrutadas por las generaciones futuras.

LITERATURA CITADA

ALEMÁN, C.

1953. Contribución al estudio de los reptiles y batracios de la sierra de Perijá. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*. 13(35): 205-225.

AVILA-PIRES, T.

1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen*. 299: 1-706.

BISBAL, F.

1998. Los mamíferos de la península de Paria, estado Sucre, Venezuela y sus relaciones biogeográficas. *Interciencia*. 23(3): 176-181.
2001. Estudio preliminar de los vertebrados del refugio de Boca de Caño, península de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología*. 19: 1-17.
2008. Los vertebrados terrestres de las Dependencias Federales de Venezuela. *Interciencia*. 33(2): 103-111.

BONILLA, A.

2011. *Biogeografía de los peces del orden Characiformes de Venezuela*. Trabajo de ascenso para optar a la categoría de profesor titular. Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. 94 pp.

BROW, W.

1957. Centrifugal speciation. *The Quarterly Review Biology*. 32(3): 247-277.

BROW, W.

1958. Speciation: The center and the periphery. *Proceeding Tenth International Congress of Entomology*. 1: 89-100.

CASTELLANO, C. Y N. CHAMARRAVI

2000. Colombia: estación biogeográfica en el origen de su diversidad biótica. *Revista Luna Azul*. 9-10: 1-3

CAVIARES, L., M. MIHOC, A. MARTICORENA, L. MARTICORENA, O. MATTHEI Y F. SQUEO

2001. Determinación de áreas prioritarias para la conservación: Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) en la flora de la IV Región de Coquimbo. (159-170). En: F. Squeo, A.G. Arancio y J.R. Gutiérrez (eds.). *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo*. Ediciones Universidad de La Serena, Chile.

CRACRAFT, J.

1986. Origin and evolution of continental biotas: speciation and historical congruence within the Australian avifauna. *Evolution*. 40:977-996

CROIZAT, L.

1958. *Panbiogeography*. Vol. 1 y 2. Publicado por el autor, Caracas. 1731 pp.
1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas. 881 pp.

GÁMEZ, J.

2010. Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Phanaeini* y Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorinae* y *Silphinae*) de la cordillera de los Andes, depresión de Maracaibo y llanos de Venezuela. *Kempffiana*. 6(2): 15-19.

GONZÁLEZ, L., A. PRIETO, C. MOLINA Y J. VELÁSQUEZ

2004. Los reptiles de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *Interciencia*. 29(8):428-434.

GONZÁLEZ, L.

2011. *Variación morfométrica y genética en poblaciones del lagarto Tropidurus hispidus (Spix 1825) (Sauria: Tropiduridae) en regiones xerofíticas del estado Sucre, Venezuela*. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología y Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central De Venezuela. 100 pp.

GONZÁLEZ, L., A. BONILLA Y J. VELÁSQUEZ

2011a. Cariotipo del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) en el oriente de Venezuela. *Acta Biológica Colombiana*. 16(2):121-134.

GONZÁLEZ, L., A. BONILLA, H. LOPEZ Y J. VELÁSQUEZ

2011b. Variación genética en poblaciones del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) en el oriente de Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela*. 71(4): 47-62.

GONZÁLEZ, L., J. VELÁSQUEZ, H. FERRER Y G. CASTAÑEDA

2012. Termorregulación, dieta y variación morfológica de la región cefálica del lagarto *plica plica* (Linnaeus, 1758) (Sauria: Tropiduridae) en Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela*. 72(1): 31-43.

HAFER, J.

1974. Avian speciation in tropical South American. With a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publications of the Nuttall Ornithological Club*. 14: 1-390.

1979. Quaternary biogeography of tropical lowland South America. (107-140). In: W. E. Duellman (ed.). *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*: Museum of Natural History of the University of Kansas, USA.

HUBER, O.

1986. Las selvas nubladas de Rancho Grande: Observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. (131-170). En: O. Huber (ed.). *La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.

HUBER, O. Y C. ALARCÓN

1988. *Mapa de Vegetación de Venezuela*. 1:2000000. MARNR-The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela.

KING, M. Y P. HORNER

1993. Family Gekkonidae. (1-32). En: C. Glasby, G. Ross y P. Beesley (eds.). *Fauna of Australia*. Vol.2. AGPS, Canberra.

LA MARCA, E.

1997. Lista actualizada de los reptiles de Venezuela. (103-120). En: E. La Marca (ed.). *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*: Museo de Ciencia y Tecnología de la Universidad de los Andes, Mérida.

LA MARCA, E. Y P. SORIANO

2004. *Reptiles de los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite, BIOGEOS. Mérida, 173 pp.

LASSO, C., L. ALONSO, A. FLORES Y G. LOVE

2004. *Evaluación rápida de la biodiversidad y aspectos sociales de los ecosistemas acuáticos del delta del río Orinoco y golfo de Paria, Venezuela*. Boletín RAP de Evaluación Biológica 37. Conservation International. Washington DC, USA. 358 pp.

LASSO, C., Y J. SEÑARIS

2008. *Biodiversidad animal del caño Macareo, Punta Pescador y áreas adyacentes, delta del Orinoco*. StatoilHydro Venezuela AS-Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela. 223 pp.

LINARES, O.

1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela y British Petroleum. Caracas, 691 pp.

LOMOLINO, M., B. RIDDLE Y J. BROWN

2006. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, 845 pp.

LOTZKAT, S.

2007. *Taxonomía y Zoogeografía de la Herpetofauna del macizo de Nirgua, Venezuela*. Tesis de Grado. Universidad Johann Wolfgang Goethe, Departamento de Ciencias Biológicas. Frankfurt am Main, 161 pp.

LUNDBERG, J., L. MARSHALL, J. GUERRERO, B.

HORTON, M. MALABARBA Y F. WESSELINGH

1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. (13-48). In: Malabarba, L., R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*: Museu de Ciências e Tecnologia, Pucrs, Porto alegre.

MACHADO-ALLISON, A.

2007. Sobre el origen del río Orinoco, su relación con cuencas vecinas, las evidencias biológico-paleontológicas y la conservación de hábitat acuáticos: una revisión basada en la información íctica. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela*. 57(3-4): 25-64.

MACSOTAY, O Y F. WESSELINGH

2004. Malacofauna de edad Mioceno temprano en las formaciones Quebradon y Chaguaramas, de las sub-cuenca de Guárico, Venezuela. *Boletín de Geología*. 20(33): 73-90.

MARKEZICH, A.

2002. New distribution records of Reptiles from western Venezuela. *Herpetological Review*. 33(1): 69-74.

MARTÍNEZ-AQUINO, A., R. AGUILAR-AGUILAR, H. SANTA ANNA DEL CONDE-JUÁREZ Y R. CONTRERAS-MEDINA

2007. Empleo de herramientas panbiogeográficas para detectar áreas para conservar: Un ejemplo con taxones dulceacuícolas. (449- 460). En: I. Luna, J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

MEIER, W.

2005. *Relaciones fitogeográficas del cerro La Chapa y los alrededores (estado: Yaracuy, cordillera de la Costa de Venezuela)*. XVI Congreso Venezolano de Botánica. Maturín. 1 pp.

MIHOC, M., J. MORRONE, M. NEGRITTO Y L. CAVIERES

2006. Evolución de la serie *Microphyllae* (*Adesmia*, Fabaceae) en la Cordillera de los Andes: una perspectiva biogeográfica. *Revista Chilena de Historia Natural*. 79: 389-404.

MOLINA, C., C. SEÑARIS Y G. RIVAS

- 2004 (2003). Los reptiles del delta del Orinoco, Venezuela. *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 63(159-160): 235-264.

MORRONE, J. Y J. CRISCI

1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Reviews Ecology Systematic*. 26: 373-401.

MORRONE, J.

2000. Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia*. 25(1): 41-47.
2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales & Tesis SEA 3, Zaragoza. 148 pp.
2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zona de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*. 48(2): 149-162.
2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*. 80: 509-520.

MORRONE, J. Y J. MÁRQUEZ

2001. Halfpter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*. 28: 635-650.

OCHOA L., B. CRUZ, G. GARCÍA Y A. MARTÍNEZ.

2003. Contribución al atlas panbiogeográfico de México: Los géneros *Adelpha* y *Hamadryas* (Nymphalidae), y *Dismorphia*, *Enantia*, *Lienix* y *Pseudopieris* (Pieridae) (Papilionoidea; Lepidoptera). *Folia Entomológica Mexicana*. 42(1): 65-77.

PÉREZ HERNÁNDEZ, R. Y D. LEW

2001. Las clasificaciones e hipótesis biogeográficas para la Guayana venezolana. *Interciencia*. 26(9): 373-382.

POSADA, P.

1996. Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying parsimony analysis of endemism. *Biogeographica*. 72: 161-177.

PRANCE, G.

2006. Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. *Journal of Biogeography*. 33: 385-386.

RIVERO-BLANCO, C.

1979. *The neotropical lizards genus Gonatodes (Sauria: Sphaerodactylinae)*. Tesis Doctoral. Texas A. & M. University, Station College. 233 pp.

ROOD, E.

1981. Note on the shifting course of the ancient río Orinoco from Late Cretaceous to Oligocene time. *Geos*. 26:54-56.

ROIG, S.

1994. Historia biogeográfica de América del Sur Austral. *Muldequina*. 3: 167-203.

SCHUBERT, C.

1972. Geología de la península de Araya, estado Sucre. *Boletín de Geología*. Monografía 5: 1686-1823.

SCOLARO, J., F. VIDELA Y J. CEI

2003. Algunos modelos de especiación geográfica que interpretan aspectos de la diversidad herpetológica andino-patagónica. *Historia Natural*. 2(9): 73-83.

SIMPSON, B.

1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. (157-188). In: W. E. Duellman (ed.). *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Museum of Natural History of the University of Kansas, USA.

STEYERMARK, J.

1974. Relación Florística entre la Cordillera de la Costa y la zona de Guayana y Amazonas. *Acta Botánica Venezuelica*. 9 (1-4): 245-252.

1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. (185-221). In: K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen (eds.). *Tropical Botany*. Academy Londres.

TATE, G.

1938. Auyán-tepui. Notes on the Phelps Venezuela Expedition. *Geographical Review*. 28: 452-474.

TORRES, A. Y I. LUNA

2006. Análisis de trazos para establecer áreas de conservación en la Faja Volcánica Transmexicana. *Interciencia*. 31: 849-855.

VITT, L., J. CALDWELL, P. ZANI Y T. TITUS.

1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *PNAS, USA*. 94:3828-3832.